

Journal of Siberian Federal University. Biology 3 (2015 8) 287-298

~ ~ ~

УДК 581.46:582.734.4

Sexual Structure of *Potentilla bifurca* L. Coenopopulations in the Altay-Sayan Mountain Region

Vladimir N. Godin*

*Moscow State Pedagogical University
6 build., 5 Kibalchicha Str., Moscow, 129164, Russia*

Received 23.01.2014, received in revised form 30.01.2014, accepted 28.08.2015

*Sexual structure of 47 populations of dioecious *Potentilla bifurca* in the steppe, forest-steppe and alpine zones in the six provinces of the Altai-Sayan mountain region was studied. Based on the sexual spectrum the populations were divided into two types: with an equal sex ratio and with a predominance of females. Specificity of sexual structure of populations of the species is determined by polycentricity of *P. bifurca* individuals, unisexual ramets within one complex individual, significant predominance of vegetative propagation over seed reproduction, and high rate of proliferation.*

*Keywords: *Potentilla bifurca*, dioecy, sexual structure, coenopopulation, Altay-Sayan mountain region.*

DOI: 10.17516/1997-1389-2015-8-3-287-298.

Половая структура ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. в Алтае-Саянской горной области

В.Н. Гордин

*Московский педагогический государственный университет
Россия, 129164, Москва, ул. Кибальчича, 6, корпус 5*

*Изучена половая структура 47 ценопопуляций дизигичной *Potentilla bifurca* в степном, лесостепном и высокогорном поясах на территории шести провинций Алтае-Саянской горной области. По половому спектру выделено два типа ценопопуляций: с равным соотношением половых форм и с преобладанием женских особей. Полицентричность особей *P. bifurca*,*

однополовость рамет в пределах одной сложно устроенной особи, значительное преобладание вегетативного размножения над семенным, высокая скорость разрастания определяют специфику половой структуры ценопопуляций данного вида.

Ключевые слова: *Potentilla bifurca*, диэция, половая структура, ценопопуляция, Алтай-Саянская горная область.

Введение

Половая структура популяции служит достаточно универсальной и важной характеристикой большинства видов животных и растений. Лучше всего половая структура изучена у диэцичных растений (Sinclair et al., 2012). Соотношение особей разного пола в ценопопуляциях (ЦП) диэцичных растений неодинаково. В литературе приводятся данные о преобладании как мужских, так и женских особей в ЦП диэцичных растений, выявлено и равное соотношение мужских и женских особей. Показано, что соотношение половых форм изменяется в зависимости от высоты над уровнем моря, влагообеспеченности местообитаний, обеспеченности питательными веществами, светового режима, в разных условиях экологического стресса. Наиболее обстоятельный обзор по этому вопросу принадлежит L. Delph (1999). Ею показано, что у 25 из 44 проанализированных диэцичных видов в ЦП преобладают мужские особи. Среди оставшихся у 13 видов отмечены равные соотношения половых форм, а у 6 видов преобладают женские особи. Преобладание мужских особей чаще всего разные авторы объясняют более высокими затратами женских особей на формирование плодов и семян, что в целом снижает интенсивность развития ими вегетативной сферы и приводит к более высокой элиминации. При одинаковых энергетических затратах особей разного пола на семенное размножение в ЦП отмечается и равное соотношение мужских и женских особей.

Чрезвычайно редко у диэцичных растений отмечается преобладание женских особей. В.Б. Волкович (1972), изучая соотношение рамет разного пола у вегетативно подвижного диэцичного вида *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. (Asteraceae), установил стабильное преобладание женских рамет. Автор объясняет это тем, что у данного вида наравне с половым размножением распространена апоспория, в результате которой образуются семена только с женской потенцией. Нами (Годин, 2002, 2008) у диэцичного вида *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (Rosaceae) также показано преобладание женских особей или равное соотношение половых форм. Более высокая частота встречаемости женских особей у этого вида связана с уникальным явлением в растительном мире – женской гетерогаметностью. У подавляющего большинства изученных диэцичных растений преобладание мужских особей также связано с их гетерогаметностью, что обуславливает более широкую норму реакции мужских особей. У *P. fruticosa*, наоборот, женские особи гетерогаметны и поэтому обладают более высоким адаптационным потенциалом, чем мужские особи.

В качестве объекта наших исследований выбран *Potentilla bifurca* L. – травянистый длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик из сем. Rosaceae, имеющий достаточно широкий диапазон условий обитания. Ареал вида охватывает европейскую часть России, Западную и Восточную Сибирь, Среднюю Азию и Монголию (Юзеп-

чук, 1941). *P. bifurca* – один из характерных видов разных степных фитоценозов Алтае-Саянской горной области от опустыненных до настоящих, в том числе и солонцеватых (Куминова, 1960; Растительный ..., 1976; Растительный ..., 1985). Заходит в высокогорный пояс в районах с сухим климатом (Ревушкин, 1988).

Согласно литературным данным и собственным наблюдениям, *P. bifurca* образует на разных особях два типа цветков – тычиночные и пестичные (Wolf, 1908; Юзепчук, 1941; Годин, Басаргин, 2007). С одной стороны, данных о соотношении мужских и женских особей в ЦП *P. bifurca* в доступной нам литературе не обнаружено. С другой стороны, половая структура вегетативно подвижных растений достаточно редко анализируется исследователями (Рейер, 1985; Лебедев, 1989; Widen, Widen, 1999). В связи с этим цель данной работы – изучение половой структуры ЦП *P. bifurca* в разных эколого-географических условиях Алтае-Саянской горной области.

Материалы и методы

Половую структуру ЦП *P. bifurca* изучали в 2001-2007 гг. в естественных условиях Горного Алтая, Монголии, Тувы и Хакасии с помощью метода трансект.

В связи с тем что *P. bifurca* – длиннокорневищное растение, образующее явно полицентрический тип биоморф, практически невозможно определить границы генет, поэтому в качестве элемента ЦП выступает фитоценотическая счетная единица – рамета. Полный онтогенез генеты *P. bifurca* складывается из трёх качественно различных этапов: куртина – клон – развитие ряда последовательных вегетативных поколений рамет в клоне.

В наших исследованиях в качестве счётных единиц использованы раметы (в 41 из

47 изученных ЦП) или генеты (ЦП 21, 25, 26, 45-47). В ценозах с низким проективным покрытием травостоя (до 30 %) и, как правило, песчаным субстратом *P. bifurca* образует компактные куртины (клоны), чётко отграниченные друг от друга, размером до 1 м в диаметре. В таких условиях в качестве счётной единицы использованы генеты. На трансекте шириной 5 м производили подсчёт числа всех встреченных генет с тычиночными или пестичными цветками. В ценозах с высоким проективным покрытием травостоя (50 % и выше) данный вид образует рыхлые куртины (или клоны) размером до 2.5-3.0 м в диаметре. Размеры куртин (или клонов) в таких ценозах определены в результате детальных раскопок нескольких модельных генет и исследований онтоморфогенеза генет и рамет *P. bifurca* (Басаргин, Годин, 2004; Басаргин, 2007). В данных ценозах с высоким проективным покрытием травостоя границы куртин (или клонов) установить невозможно и поэтому в качестве счётной единицы использованы раметы. В каждой ЦП закладывали трансекты шириной 5 м и через каждые 5 м производили подсчет числа рамет с тычиночными или пестичными цветками. Использование такого подхода предполагает, что проанализированные цветки принадлежат разным генетам. В случае низкой плотности особей в ЦП закладывали несколько трансект. В каждой ЦП изучено от 200 до 300 генет или рамет. Классификация половых форм приведена с учётом современных методологических подходов и рекомендаций (Sakai, Weller, 1999; Годин, 2007).

Частоты половых фенотипов оценивали с учётом рекомендаций Л.А. Животовского (1991). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в группах ЦП использован критерий G (Животовский, 1991). Величина G рас-

пределена как χ^2 , а число степеней свободы вычисляется по формуле $df = (k - 1) * (m - 1)$, где k – число сравниваемых ЦП, а m – число фенотипов. Статистическая обработка материала и построение графиков проведены с помощью программы Microsoft Excel: Mac 2011.

Ниже перечислены ЦП *P. bifurca*, которые были описаны и использованы нами для сбора материала на территории Алтае-Саянской горной области. Геоботаническое подразделение Алтае-Саянской горной области на провинции приведено по работам А.В. Куминовой (1960), «Растительный ...» (1985) и Е. А. Волковой (1994). Классификация растительных сообществ дана по общепринятой методике (Лавренко, 1940) с учётом подходов А.В. Куминовой (1960): сначала приведено название класса формаций, затем следует название самой формации.

Провинция Центральный Алтай. Луговые степи. 1. Кустарниковая, общее проективное покрытие (ОПП) – 55 %, проективное покрытие вида (ППВ) – 3 %, окр. пос. Кучерла, южный склон, долина р. Кучерла, сев. макросклон Катунского хр., Усть-Коксинский р-н, 1300 м. 2. Разнотравно-ковыльно-осоковая, ОПП – 95 %, ППВ – 3 %, окр. пос. Карагай, долина р. Карагай, Усть-Коксинский р-н, 800 м. 3. Разнотравно-злаковая, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Балыктуюль, Усть-Улаганский р-н, 1600 м. 4. Разнотравно-злаковая, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Табалда, Усть-Канский р-н, 1150 м. 5. Разнотравно-злаковая, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, долина р. Башкаус, Усть-Улаганский р-н, 1470 м. **Мелкодерновинные настоящие степи.** 6. Разнотравно-злаковая, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Кучерла, долина р. Кучерла, сев. макросклон Катунского хр., Усть-Коксинский р-н, 1200 м. **Остепненные луга.** 7. Разнотравно-осоково-злаковый, ОПП – 95 %, ППВ – 3 %,

окр. с. Юстик, юж. макросклон Теректинского хр., Усть-Коксинский р-н, 1200 м.

Провинция Кузнецкого нагорья. Крупнодерновинные настоящие степи. 8. Злаково-ковыльная, ОПП – 85 %, ППВ – 1 %, долина р. Аскиз, окр. пос. Казановка, Аскизский р-н, 450 м. **Луговые степи.** 9. Осоко-злаковая, ОПП – 85 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Джирим, Ширинский р-н, 500 м. 10. Разнотравно-злаковая, ОПП – 75 %, ППВ – 2 %, окр. пос. Туманный, Ширинский р-н, 450 м. 11. Разнотравно-злаковая, ОПП – 70 %, ППВ – 1 %, долина р. Табан, Ширинский р-н, 800 м. 12. Злаково-разнотравная, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Туим, Ширинский р-н, 750 м. 13. Разнотравно-простреловая, ОПП – 90 %, ППВ – 1 %, окр. г. Сорск, Ширинский р-н, 550 м. **Остепненные луга.** 14. Гераниево-эспарцетовый, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, окр. г. Сорск, Ширинский р-н, 500 м. 15. Разнотравно-злаковый, ОПП – 85 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Биджа, Ширинский р-н, 450 м.

Тувинская котловинная степная провинция. Мелкодерновинные настоящие степи. 16. Тонконоговая, ОПП – 60–70 %, ППВ – 2 %, окр. пос. Аржаан, долина р. Тарлаг, сев. макросклон Уюкского хр., Пий-Хемский р-н, 1100 м. 17. Разнотравно-тонконоговая, ОПП – 70 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Аржаан, долина р. Тарлаг, сев. макросклон Уюкского хр., Пий-Хемский р-н, 1100 м. 18. Разнотравно-злаковая, ОПП – 70 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Хондере́й, долина р. Улуг-Хондере́й, сев. макросклон хр. Западный Танну-Ола, Дзун-Хемчикский р-н, 1500 м. 19. Стоповидноосоково-селягинелловая закустаренная, ОПП – 60 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Хайыракан, Улуг-Хемский р-н, 600 м. **Остепненные луга.** 20. Разнотравно-злаковый, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Аржаан, долина р. Тарлаг, сев. макросклон Уюкского хребта, Пий-Хемский р-н, 1100 м. *Солонце-*

ватые степи. 21. Овсецово-колосняковая, ОПП – 30-35 %, ППВ – 3 %, окр. пос. Хайыракан, надпойменная терраса р. Енисей, Улуг-Хемский р-н, 550 м. *Крупнодерновинные настоящие степи.* 22. Типчаково-ковыльная, ОПП – 75 %, ППВ – 3 %, долина р. Енисей, окр. пос. Бегреда, юж. макросклон Уюкского хребта, Пий-Хемский р-н, 900 м.

Убсунурская равнинная опустыненностепная провинция. *Лесные суходольные луга.* 23. Разнотравно-злаковый, ОПП – 95 %, ППВ – 3 %, окр. оз. Кара-Холь, хр. Восточный Танну-Ола, Тес-Хемский р-н, 1700 м. 24. Разнотравно-злаково-мятликовый луг, ОПП – 85 %, ППВ – 2 %, надпойменная терраса р. Барлык, сев. макросклон хр. Цаган-Шибэту, Монгун-Тайгинский р-н, 1850 м. *Опустыненные степи.* 25. Ковыльковая, ОПП – 25 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Морен, предгорья хр. Сангилен, Эрзинский р-н, 1300 м. 26. Карагановая злаковая, ОПП – 30 %, ППВ – 2 %, окр. пос. Саглы, юж. макросклон хр. Западный Танну-Ола, долина р. Орта-Хадын, Овюрский р-н, 1600 м. *Крупнодерновинные настоящие степи.* 27. Ковыльная, ОПП – 85 %, ППВ – 1 %, окр. пос. Саглы, юж. макросклон хр. Западный Танну-Ола, долина р. Орта-Хадын, Овюрский р-н, 1600 м. *Мелкодерновинные настоящие степи.* 28. Житняково-тонконоговая, ОПП – 75 %, ППВ – 3 %, окр. пос. Саглы, долина р. Терехтиг, юж. макросклон хр. Западный Танну-Ола, Овюрский р-н, 2020 м. *Закустаренные луговые степи.* 29. Разнотравно-злаковая, ОПП – 85-90 %, ППВ – 3 %, перевал Калчан на хр. Западный Танну-Ола, окр. пос. Саглы, Овюрский р-н, 1650 м.

Юго-Восточная Алтайская горная степная провинция. *Высокогорные криоксерофильные степи.* 30. Разнотравно-злаковая, ОПП – 60 %, ППВ – 2 %, надпойменная терраса р. Ак-Алаха, плато Укок,

Кош-Агачский р-н, 2300 м. 31. Полынно-осочково-злаковая, ОПП – 70 %, ППВ – 1 %, надпойменная терраса р. Ак-Алаха, плато Укок, Кош-Агачский р-н, 2300 м. 32. Разнотравно-злаковая, ОПП – 55 %, ППВ – 1 %, долина р. Аргамджи, плато Укок, Кош-Агачский р-н, 2200 м. 33. Житняковая, ОПП – 60 %, ППВ – 1 %, долина р. Чаган-Бургазы, северный макросклон хр. Сайлюгем, Кош-Агачский р-н, 2400 м. 34. Мелкозлаковая, ОПП – 50 %, ППВ – 1 %, долина р. Шара-Харагай, южный макросклон хр. Монгун-Тайга, Монгун-Тайгинский р-н, 2300 м. 35. Разнотравно-злаковая, ОПП – 50 %, ППВ – 3 %, долина левого притока р. Каргы, юж. макросклон хр. Цаган-Шибэту, Монгун-Тайгинский р-н, 2100 м. *Мелкодерновинные настоящие степи.* 36. Разнотравно-осоково-злаковая, ОПП – 60 %, ППВ – 1 %, долина р. Жумалы, Кош-Агачский р-н, 1900 м. 37. Разнотравно-злаковая, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, долина р. Тархаты, юж. макросклон Южно-Чуйских Альп, Кош-Агачский р-н, 2300 м. 38. Тонконоговая, ОПП – 60 %, ППВ – 1 %, долина р. Бугузун, запос. макросклон хр. Чихачева, Кош-Агачский р-н, 2400 м. 39. Разнотравная, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, долина временно-го водотока, запос. макросклон хр. Чихачева, Кош-Агачский р-н, 2200 м. 40. Разнотравная, ОПП – 65 %, ППВ – 1 %, запос. макросклон хр. Чихачева, Кош-Агачский р-н, 1800 м. *Крупнодерновинные настоящие степи.* 41. Ковыльно-типчаковая, ОПП – 50 %, ППВ – 1 %, долина р. Джазатор, Кош-Агачский р-н, 1900 м. *Остепненные луга.* 42. Разнотравно-злаковый, ОПП – 80 %, ППВ – 1 %, западный макросклон хр. Чихачева, Кош-Агачский р-н, 1800 м.

Северная Монголоалтайская провинция. *Мелкодерновинные настоящие степи.* 43. Тонконоговая, ОПП – 65 %, ППВ – 1 %, долина р. Хобдо, окр. г. Хобдо, Хобдос-

ский р-н, 1400 м. 44. Разнотравно-злаковая, ОПП – 75 %, ППВ – 1 %, надпойменная терраса р. Хобдо, Хобдосский р-н, 1500 м. *Заросли P. bifurca*. 45. ППВ – 3 %, долина р. Хобдо, окр. г. Хобдо, Хобдосский р-н, 1440 м. *Опустыненные степи*. 46. Курчавково-терескеновая полынно-злаковая, ОПП – 30 %, ППВ – 3 %, окр. с. Манхан, Хобдосский р-н, 1400 м. *Солонцеватые степи*. 47. Чиево-колосняковая, ОПП – 30 %, ППВ – 5 %, долина временного водотока, окр. пос. Дарви, Хобдосский р-н, 1500 м.

По совокупности основных климатических параметров и геоморфологических особенностей в пределах Алтае-Саянской горной области выделяют четыре сектора: гипергумидный, гумидный, умеренно влажный и недостаточно влажный. В двух первых секторах выделяется два пояса – лесной и высокогорный. В секторе с умеренно влажным климатом описывают четыре пояса растительности: степной, лесостепной, лесной и высокогорный. Для сектора с недостаточно влажным климатом характерна следующая поясная структура: степной, лесостепной пояс, высокогорный пояс. При продвижении на юг в каждом поясе растительности происходят последовательные изменения, связанные с общим уменьшением тепло- и влагообеспеченности. В системе высотной поясности наблюдается общее увеличение нижнего и верхнего предела развития степного, лесостепного, лесного и высокогорного поясов (Седельников, 1988; Макунина, Мальцева, Паршутина, 2007). Юго-Восточный Алтай и Северная Монголоалтайская провинция относятся к недостаточно влажному сектору, остальные провинции – к умеренно влажному сектору (Поликарпов и др., 1986). По степени уменьшения тепло- и влагообеспеченности данные провинции можно расположить в следующий ряд: Центральный

Алтай – Кузнецкое нагорье – Тувинская котловинная степная – Убсунурская равнинная опустыненно-степная – Юго-Восточная Алтайская горная степная – Северная Монголоалтайская провинции.

ЦП *P. bifurca* описаны в трёх растительных поясах: степном (1-3, 6, 8-10, 16-22, 25-29, 36-41, 43-47), лесостепном (№ 4, 5, 7, 11-15, 23, 24, 42) и высокогорном (№ 30-35).

Результаты и обсуждение

Исследованные ЦП *P. bifurca* отнесены к двум группам в зависимости от полового спектра: с равным соотношением мужских и женских особей (1-3, 7, 12-16, 20, 22-24, 42) и с преобладанием женских особей (4-6, 8-11, 17-19, 21, 25-41, 43-47) (табл. 1). ЦП с преобладанием мужских особей у *P. bifurca* в Алтае-Саянской горной области нами не выявлено. Хотя в некоторых ЦП число рамет с тычиночными цветками было больше, чем рамет с пестичными цветками, но различия оказались статистически недостоверными. Доля женских особей в половом спектре ЦП *P. bifurca* первой группы варьирует от 41.7 до 57.9 %, второй группы – от 61.7 до 78.7 %.

В нескольких ЦП (30, 33, 35) были обнаружены однополые локусы *P. bifurca*, представленные или только мужскими, или только женскими экземплярами. Такие локусы ЦП данного вида обычно малочисленны, изолированы от других популяционных локусов. Известны однополые локусы ЦП и для других вегетативно подвижных растений (Рейер, 1985; Лебедев, 1989).

Соотношение особей двух половых типов *P. bifurca* в разных фитоценотических условиях произрастания не остаётся одинаковым. Прослеживается определённая закономерность: участие женских особей заметно выше в фитоценозах с более выраженным дефицитом влаги (опустыненные, мелкодерновинные

Таблица 1. Соотношение мужских и женских особей в разных ценопопуляциях *Potentilla bifurca*

| № ЦП | Растительное сообщество | Число особей, шт. | Доля особей, % | | G | P |
|-------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------|----------------|----------|--------|----------------------|
| | | | мужские | женские | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| Диэцичные ЦП с равным соотношением мужских и женских особей | | | | | | |
| 1 | Кустарниковая луговая степь | 256 | 42.9±8.4 | 57.1±8.4 | 0.714 | 0.398 |
| 2 | Разнотравно-ковыльно-осоковая луговая степь | 289 | 43.1±4.6 | 56.9±4.6 | 2.207 | 0.137 |
| 3 | Разнотравно-злаковая луговая степь | 278 | 49.0±5.0 | 51.0±5.0 | 0.040 | 0.841 |
| 7 | Разнотравно-осоково-злаковый остепнённый луг | 311 | 48.1±4.0 | 51.2±4.0 | 0.228 | 0.633 |
| 12 | Злаково-разнотравная луговая степь | 257 | 51.7±3.8 | 48.2±3.8 | 0.205 | 0.651 |
| 13 | Разнотравно-простреловая луговая степь | 285 | 54.1±4.1 | 45.9±4.1 | 0.973 | 0.324 |
| 14 | Гераниево-эспарцетовый остепнённый луг | 268 | 58.3±4.2 | 41.7±4.2 | 3.806 | 0.051 |
| 15 | Разнотравно-злаковый остепнённый луг | 283 | 43.1±5.8 | 56.9±5.8 | 1.389 | 0.239 |
| 16 | Тонконоговая мелкодерновинная степь | 274 | 54.0±5.0 | 46.0±5.0 | 0.640 | 0.424 |
| 20 | Разнотравно-злаковый остепнённый луг | 269 | 49.0±5.0 | 51.0±5.0 | 0.040 | 0.841 |
| 22 | Типчаково-ковыльная крупнодерновинная степь | 299 | 48.1±4.0 | 51.2±4.0 | 0.228 | 0.633 |
| 23 | Разнотравно-злаковый лесной суходольный луг | 301 | 43.2±4.6 | 56.8±4.6 | 2.210 | 0.139 |
| 24 | Разнотравно-злаково-мятликовый лесной луг | 270 | 43.1±5.8 | 56.9±5.8 | 1.389 | 0.239 |
| 42 | Разнотравно-злаковый остепнённый луг | 298 | 43.1±4.6 | 56.9±4.6 | 2.207 | 0.137 |
| Диэцичные ЦП с преобладанием женских особей | | | | | | |
| 4 | Разнотравно-злаковая луговая степь | 285 | 31.0±5.5 | 69.0±5.5 | 10.268 | 14*10 ⁻⁴ |
| 5 | Разнотравно-злаковая луговая степь | 296 | 27.1±4.0 | 72.9±4.0 | 25.705 | 1*10 ⁻⁷ |
| 6 | Разнотравно-злаковая мелкодерновинная степь | 275 | 22.4±3.5 | 77.6±3.5 | 46.189 | 1*10 ⁻⁷ |
| 8 | Злаково-ковыльная крупнодерновинная степь | 281 | 24.3±3.0 | 75.7±3.0 | 54.544 | 1*10 ⁻⁷ |
| 9 | Осоко-злаковая луговая степь | 294 | 25.2±3.6 | 74.8±3.6 | 36.252 | 1*10 ⁻⁷ |
| 10 | Разнотравно-злаковая луговая степь | 321 | 29.3±3.2 | 70.7±3.2 | 34.512 | 1*10 ⁻⁷ |
| 11 | Разнотравно-злаковая луговая степь | 315 | 32.8±4.3 | 67.2±4.3 | 14.126 | 2*10 ⁻⁴ |
| 17 | Разнотравно-тонконоговая мелкодерновинная степь | 297 | 26.4±3.5 | 73.6±3.5 | 35.377 | 1*10 ⁻⁷ |
| 18 | Разнотравно-злаковая мелкодерновинная степь | 273 | 30.9±4.6 | 69.1±4.6 | 15.458 | 8.4*10 ⁻⁵ |
| 19 | Стоповидноосоково-селягинелловая мелкодерновинная степь | 284 | 28.7±4.5 | 71.3±4.5 | 18.307 | 2*10 ⁻⁵ |
| 21 | Овсецово-колосняковая солонцеватая степь | 259 | 36.3±4.8 | 63.7±4.8 | 7.686 | 6*10 ⁻³ |
| 25 | Ковыльковая опустыненная степь | 269 | 18.5±3.3 | 81.5±3.3 | 53.519 | 1*10 ⁻⁷ |
| 26 | Карагановая злаковая опустыненная степь | 302 | 20.6±5.1 | 79.4±5.1 | 23.193 | 1.5*10 ⁻⁶ |

Продолжение табл. 1

| | | | | | | |
|----|-------------------------------------------------------------|-----|----------|----------|--------|---------------------|
| 27 | Ковыльная крупнодерновинная степь | 287 | 33.1±3.0 | 66.9±3.0 | 15.259 | 1*10 ⁻⁵ |
| 28 | Житняково-тонконоговая мелкодерновинная степь | 259 | 24.0±3.5 | 76.0±3.5 | 52.578 | 1*10 ⁻⁷ |
| 29 | Разнотравно-злаковая закустаренная луговая степь | 305 | 37.3±3.9 | 62.7±3.9 | 9.627 | 2*10 ⁻³ |
| 30 | Разнотравно-злаковая криоксерофильная степь | 264 | 28.6±4.4 | 71.4±4.4 | 19.286 | 1*10 ⁻⁷ |
| 31 | Полынно-осочково-злаковая криоксерофильная степь | 255 | 26.9±4.6 | 73.1±4.6 | 19.882 | 1*10 ⁻⁷ |
| 32 | Разнотравно-злаковая криоксерофильная степь | 312 | 22.2±4.4 | 77.8±4.4 | 27.778 | 1*10 ⁻⁷ |
| 33 | Житняковая криоксерофильная степь | 276 | 30.1±4.3 | 69.9±4.3 | 17.920 | 1*10 ⁻⁷ |
| 34 | Мелкозлаковая криоксерофильная степь | 295 | 26.1±4.1 | 73.9±4.1 | 26.304 | 1*10 ⁻⁷ |
| 35 | Разнотравно-злаковая криоксерофильная степь | 259 | 29.0±4.5 | 71.0±4.5 | 17.640 | 1*10 ⁻⁵ |
| 36 | Разнотравно-осоково-злаковая мелкодерновинная степь | 321 | 25.7±4.1 | 74.3±4.1 | 26.770 | 1*10 ⁻⁷ |
| 37 | Разнотравно-злаковая мелкодерновинная степь | 315 | 26.5±3.2 | 73.5±3.2 | 43.184 | 1*10 ⁻⁷ |
| 38 | Тонконоговая мелкодерновинная степь | 297 | 23.4±2.8 | 76.6±2.8 | 66.49 | 1*10 ⁻¹⁷ |
| 39 | Разнотравная деградированная мелкодерновинная степь | 273 | 39.6±4.9 | 60.4±4.9 | 4.398 | 36*10 ⁻³ |
| 40 | Разнотравная мелкодерновинная степь | 284 | 34.4±3.8 | 65.6±3.8 | 14.961 | 1*10 ⁻⁴ |
| 41 | Ковыльно-типчаковая крупнодерновинная степь | 287 | 27.7±4.5 | 72.3±4.5 | 20.050 | 1*10 ⁻⁷ |
| 43 | Тонконоговая мелкодерновинная степь | 259 | 37.3±3.9 | 62.7±3.9 | 9.627 | 2*10 ⁻³ |
| 44 | Разнотравно-злаковая мелкодерновинная степь | 305 | 28.6±4.4 | 71.4±4.4 | 19.286 | 1*10 ⁻⁷ |
| 45 | Заросли <i>P. bifurca</i> | 264 | 26.9±4.6 | 73.1±4.6 | 19.882 | 1*10 ⁻⁷ |
| 46 | Курчавково-терескеновая полынно-злаковая опустыненная степь | 285 | 22.2±4.4 | 77.8±4.4 | 27.778 | 1*10 ⁻⁷ |
| 47 | Чиево-колосняковая солонцеватая степь | 258 | 30.1±4.3 | 69.9±4.3 | 17.920 | 1*10 ⁻⁷ |

Примечание. Данные приведены в виде $M \pm m$, где M – средняя доля особей разных половых форм (в %), m – ошибка средней, G – критерий для оценки отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых, P – достоверность различий.

и крупнодерновинные настоящие, солонцеватые и высокогорные криоксерофильные степи). В более влажных условиях (разные варианты луговых степей и остепненных лугов) преобладают ЦП *P. bifurca* с равным соотношением половых форм. Опустыненные, мелкодерновинные настоящие степи и в меньшей степени крупнодерновинные настоящие сте-

пи характеризуются недостаточным водным режимом и каменистыми слаборазвитыми почвами. В условиях высокогорных криоксерофильных степей, как известно, имеет место высокая физиологическая сухость почвы, связанная с её постоянной низкой температурой. Следовательно, в распределении групп ЦП *P. bifurca* большую роль играет сухость

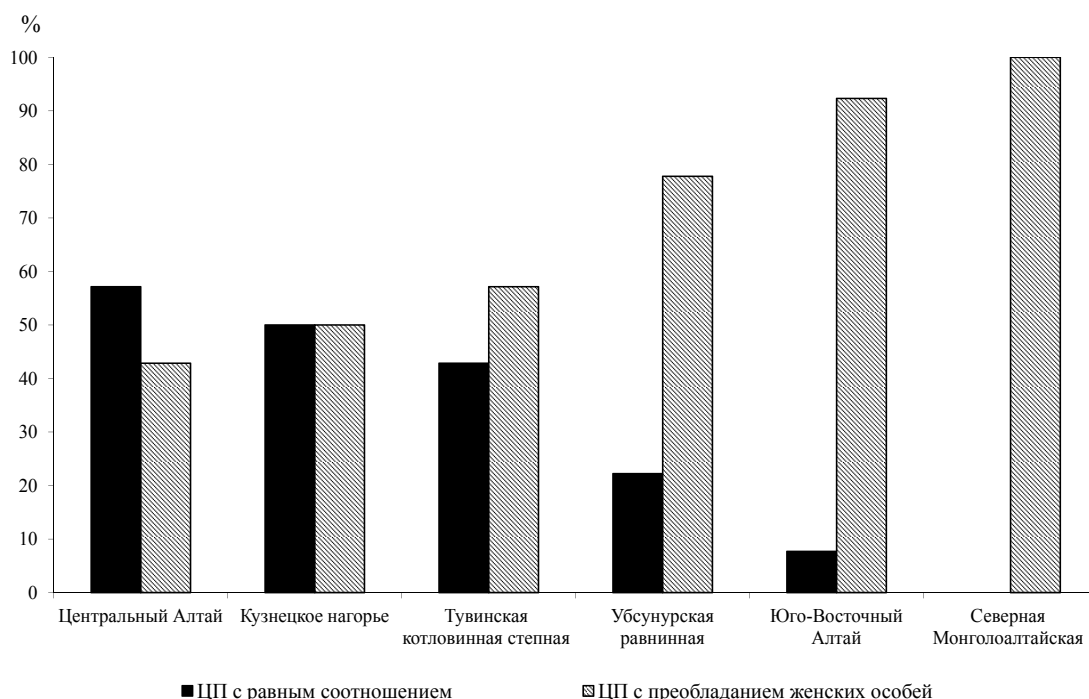


Рис. 1. Соотношение групп ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. с разным половым спектром в геоботанических провинциях Алтае-Саянской горной области

почвы и, как следствие, изменение её плодородия.

Обе группы ЦП встречаются в трех поясах растительности пяти провинций Алтае-Саянской горной области. ЦП с равным соотношением половых форм преобладают в Центральном Алтае и Кузнецком нагорье и не встречаются в Северной Монголоалтайской провинции (рис. 1). По доле ЦП с равным соотношением половых форм Тувинская котловинная степная и Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинции занимают промежуточное положение между Центральным Алтаем и Кузнецким нагорьем, с одной стороны (45 % таких ЦП от общего числа), и Северной Монголоалтайской провинцией (отсутствуют), с другой стороны. Иными словами, разница в соотношении мужских и женских половых форм максимальна в Юго-Восточном Алтае и Северной Монго-

лии и минимальна в Центральном Алтае и Кузнецком Алатау. Такие особенности половой дифференциации *P. bifurca* напрямую связаны с комплексом природных условий, определяющих облик данных шести провинций Алтае-Саянской горной области: в экстремальных условиях она усиливается, в благоприятных – уменьшается.

В пределах степного и лесостепного поясов изученных провинций отмечается разная доля выявленных групп ЦП по половому спектру. В более благоприятных по увлажнению условиях лесостепного пояса преобладают ЦП с равным соотношением мужских и женских особей (8 ЦП из 11). В степном поясе, наоборот, чаще всего встречаются ЦП с высокой долей женских особей: 24 ЦП из 30 исследованных. В высокогорном поясе отмечены только ЦП с преобладанием женских особей в половом спектре.

Специальные выборочные раскопки корневищ двух соседних особей разного пола не обнаруживали у них общего корневища. Все это говорит о строгой двудомности *P. bifurca*. В большинстве изученных ЦП *P. bifurca* раздельнополые особи произрастали в непосредственной близости друг от друга, следовательно, женские особи находились в относительно благоприятных условиях для опыления. В нескольких ЦП (30, 33, 35) раздельнополые особи были расположены на значительном расстоянии друг от друга, что вызывает дефицит пыльцы.

Раметы *P. bifurca* в пределах сложной полицентрической особи в значительной степени автономны. Они имеют собственный онтогенез, являются элементарными источниками фитогенного поля, центрами взаимодействия со средой. Раметы быстро переходят к цветению и имеют продолжительность онтогенеза до 16 лет (Басаргин, Годин, 2004). Все раметы в пределах одной полицентрической особи однополые. Они не изменяют пола даже в экстремальных экологических условиях и в ходе онтогенеза.

Существование только двух типов диэцичных ЦП у *P. bifurca* (не выявлено ЦП с преобладанием мужских особей), как нам кажется, можно объяснить сходством в наследовании пола и структуре ЦП с *P. fruticosa*. К сожалению, наследование пола у *P. bifurca* никем не исследовано, но по закону гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (1935) есть вероятность, что и у близкого к *P. fruticosa* вида *P. bifurca* женские особи гетерогаметны. В таком случае разная требовательность мужских и женских особей к факторам среды вызывает формирование ЦП с преобладанием женских особей в более неблагоприятных условиях местообитаний для роста и развития (опустыненные, мелкодерновинные и круп-

нодерновинные настоящие, солонцеватые и высокогорные криоксерофильные степи) и приводит к повышенной элиминации мужских особей. Наоборот, ЦП с равным соотношением половых форм встречаются, как правило, в разных вариантах луговых степей и остепненных лугов, где условия для роста и развития более благоприятны и механизмы, отклоняющие соотношение половых форм от генетически детерминированного 1:1, не включаются.

Для *P. bifurca* характерно преобладание вегетативного способа самоподдержания ЦП: во всех изученных нами ЦП не обнаружено особей семенного происхождения (Басаргин, Годин, 2004; Басаргин, 2007). Однако в литературе описаны случаи семенного размножения *P. bifurca* в естественных местах обитания (Шафранова, 1970). Наши наблюдения показали, что в пестичных цветках *P. bifurca* завязываются немногочисленные семена: не более 20 % от числа плодолистиков в цветке. Но даже выполненные семена данного вида не проросли в лабораторных условиях. Таким образом, высокая доля затрат женских особей на формирование семян и плодов, описанная у многих диэцичных видов с преобладанием мужских особей, для данного вида не характерна. Поэтому можно предполагать, что наибольшее влияние на половой спектр у *P. bifurca* оказывает разная требовательность мужских и женских особей к условиям произрастания. У *P. bifurca* преобладает вегетативное размножение, но, по нашему мнению, время от времени может происходить половое размножение, давая начало новым гибридным генотипам. В результате внутри популяции могут возникать новые адаптивные гетерозиготы, которые затем воспроизводятся, в свою очередь, в массовых количествах при помощи вегетативного размножения. Скорее всего, по-

ловое размножение в данном случае служит распространению и приспособлению вида к новым местам обитания.

Заключение

В результате изучения половой структуры ценопопуляций вегетативно подвижного поликарпика *P. bifurca* в шести провинциях Алтае-Саянской горной области выявлено следующее. В зависимости от полового спектра у *P. bifurca* описано два типа ценопопуляций: с равным соотношением половых форм и с преобладанием женских особей (от 61.7 до 78.7 %). В более влажных местообитаниях (луговые степи и остепнённые луга) в половом спектре ценопопуляций *P. bifurca* отмечается равное участие мужских и женских особей. Напротив, в фитоценозах с выраженным дефицитом влаги (опустыненные, мелкодерновинные и крупнодерновинные настоящие, солонцеватые и высоко-

горные криоксерофильные степи) женские особи преобладают в половом спектре. По мере уменьшения тепло- и влагообеспеченности мест произрастания в направлении с севера на юг Алтае-Саянской горной области наблюдается увеличение доли женских особей в половом спектре ценопопуляций *P. bifurca*. Основная причина, определяющая половой спектр ценопопуляций данного вида, – разная требовательность мужских и женских особей *P. bifurca* к условиям окружающей среды.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (1997-2000 гг.), 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН (№ 276), 3-го Лаврентьевского конкурса молодых учёных СО РАН 2003 г. (№ 72), гранта Президента РФ (МК-1088.2005.4).

Список литературы

1. Басаргин Е.А. (2007) Эколого-демографическая характеристика ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. Экология 5: 350-354.
2. Басаргин Е.А., Годин В.Н. (2004) Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.). В: Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МАРГУ, с. 174-177.
3. Вавилов Н.И. (1935) Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: 128 с.
4. Волкова Е.А. (1994) Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб.: Наука, 132 с.
5. Волкович В.Б. (1972) Соотношение полов и особенности роста разнополых особей *Antennaria dioica* L. Бот. журн. 57: 1278-1286.
6. Годин В.Н. (2002) Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz в естественных условиях Горного Алтая. Бот. журн. 87: 92-98.
7. Годин В.Н. (2007) Половая дифференциация у растений. Термины и понятия. Журн. общ. биол. 68: 98-108.
8. Годин В.Н. (2008) Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области. Бот. журн. 93: 1423-1444.
9. Годин В.Н., Басаргин Е.А. (2007) Морфология цветков *Potentilla bifurca* L. (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией. Бот. журн. 92: 1508-1514.
10. Животовский Л.А. (1991) Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.

11. Куминова А.В. (1960) Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 450 с.
12. Лавренко Е.М. (1940) Степи СССР. В: Растительность СССР. М., Л.: АН СССР, 265 с.
13. Лебедев В.П. (1989) Половая структура ценопопуляций щавеля малого (*Rumex acetosella* L.). Биол. науки. 10: 77-82.
14. Макунина Н.И., Мальцева Т.В., Паршутина Л.П. (2007) Горная лесостепь Тувы. Раст. России. 10: 61-89.
15. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 226 с.
16. Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР (1985) Новосибирск: Наука, 256 с.
17. Растительный покров Хакасии (1976) Новосибирск: Наука, 424 с.
18. Ревушкин А.С. (1988) Высокогорная флора Алтая. Томск: ТГУ, 320 с.
19. Рейер Ю. (1985) О двудомности, половом диморфизме и соотношении полов у морошки (*Rubus chamaemorus* L.). Уч. зап. Тарт. ун-та. 662: 43-53.
20. Седельников В.П. (1988) Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 188 с.
21. Шафранова Л.М. (1970) О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 30 с.
22. Юзепчук С.В. (1941) *Rosoideae*. В: Флора СССР. Т. X. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 676 с.
23. Delph L. (1999) Sexual dimorphism in life history. In: Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin: Springer, p. 149-173.
24. Sakai A.K., Weller S.G. (1999) Gender and sexual dimorphism in flowering plants: a review of terminology, biogeographic pattern, ecological correlates, and phylogenetic approaches. In: Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin: Springer, p. 1-31.
25. Sinclair J.P., Emlen J., Freeman D.C. (2012) Biased sex ratios in plants: theory and trends. Bot. Rev. 78: 63-86.
26. Widen M., Widen B. (1999) Sex expression in the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). Can. J. Bot. 77: 1689-1698.
27. Wolf Th. (1908) Monographie der Gattung *Potentilla*. In: Bibliographie der Botanik. Hf. 71. Stuttgart, p. 1-715.